

University of Groningen

Large herbivores in space

Cromsigt, Joris Petrus Gerardus Marinus

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2006

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Cromsigt, J. P. G. M. (2006). *Large herbivores in space: Resource partitioning among savanna grazers in a heterogeneous environment*. s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Large herbivores in space

Resource partitioning among savanna grazers in a heterogeneous environment



Netherlands Organisation for Scientific Research

This study was financially supported by the Netherlands Foundation for the Advancement of Tropical Research (WOTRO, W 84-501).

The research was performed at the Community and Conservation Ecology Group, University of Groningen, Kerklaan 14, 9750 AA Haren and the Resource Ecology Group, Wageningen University, Bornsesteeg 69, 6708 PD Wageningen.

Layout and cover:	Joris Cromsigt.
Cover photographs:	Han Olff (wildebeest), Jan Graf (other), and Joris Cromsigt (background).
Figures:	Dick Visser and Joris Cromsigt
Photographs:	Mariska te Beest (p. 50 and 140), Xander de Lugt (p. 12, Fig. 1B1), Han Olff (p. 6), and Joris Cromsigt (other).
Printed by:	Ponsen & Looijen, Wageningen.
ISBN:	90-367-2650-6



RIJKSUNIVERSITEIT GRONINGEN

Large herbivores in space

Resource partitioning among savanna grazers in a heterogeneous environment

PROEFSCHRIFT

ter verkrijging van het doctoraat in de
Wiskunde en Natuurwetenschappen
aan de Rijksuniversiteit Groningen
op gezag van de
Rector Magnificus, dr. F. Zwarts,
in het openbaar te verdedigen op
maandag 26 juni 2006
om 16.15 uur

door

Joris Petrus Gerardus Marinus Cromsigt

geboren op 27 december 1975
te Schijndel

Promotores:

Prof. Dr. H. Olff
Prof. Dr. H. H. T. Prins

Beoordelingscommissie:

Prof. Dr. N. Owen-Smith
Prof. Dr. H. De Kroon
Prof. Dr. M. Klaassen

In memory of Xolani Mthiyane

*Ik kwam als vreemdeling hier
Lang geleden aan
Jij hebt met mij gepraat
Ik heb jou leren verstaan
Ik ken jouw schaduw-kant
Ik weet hoe jij kan wees
Zo innemend en zo gesloten
Soms zo koud als die Weskus zee*

*Maar jij hebt mij altijd weer ontvangen
Met open armen op mij gewacht
Jij was mijn uitweg uit het donker
Jij was het daglicht na die nacht*

Jy vir my Suid Afrika

*Dus trek jouw grijze mantel uit
Van koude trots en zelfverwijt
Want de plek die zijn onschuld heeft verloren
Is ook de plek waar de liefde wordt geboren*

(Stef Bos, Jy vir My, Donker en Licht)



Table of Contents

Page 3	Voorwoord
Page 7	Chapter 1. General introduction <i>Joris P.G.M. Cromsigt</i>
Page 17	Chapter 2. Evaluating large mammal monitoring methods at different scales: implications for diversity indicators <i>Joris P.G.M. Cromsigt, Sue van Rensburg, Rampal S. Etienne and Han Olff</i>
Page 33	Chapter 3. Diversity of habitat use by large grazers: an interaction between body mass and digestive strategy <i>Joris P.G.M. Cromsigt, Herbert H. T. Prins and Han Olff</i>
Page 51	Chapter 4. Large herbivore community structure and dynamics in different African savanna grassland types <i>Joris P.G.M. Cromsigt, Eelke O. Folmer and Han Olff</i>
Page 71	Chapter 5. Resource partitioning among savanna grazers mediated by local heterogeneity: an experimental approach <i>Joris P.G.M. Cromsigt and Han Olff</i> Ecology, in press
Page 87	Chapter 6. Dynamics of grazing lawn formation: an experimental test of the role of scale-dependent processes <i>Joris P.G.M. Cromsigt and Han Olff</i>
Page 103	Chapter 7. The impact of resource heterogeneity on large grazer resource partitioning at different spatial scales: a synthesis <i>Joris P.G.M. Cromsigt</i>
Page 119	References
Page 133	Samenvatting
Page 137	Summary
Page 141	Curriculum vitae
Page 143	List of publications
Page 145	Affiliation of co-authors



Voorwoord

Het is natuurlijk onmogelijk om precies te weten waar het ooit begon. Voor mijn gevoel spelen twee situaties echter een centrale rol. Ons pap, die met me rondstruinde door gebieden als de Kampinasche heide en me wijs wist te maken dat mars repen niet uit Veghel komen maar uit het rulle Brabantse zand, terwijl ik me inprentte dat de wolven ons op de hielen zaten met de ondergaande zon. Maar eigenlijk toch vooral ook opa Braam, die ik volgde in 't veld tijdens z'n inspectierondes. De trots en warmte die ik voelde als hij over z'n land en gewas heen keek heeft me onbewust de liefde voor 't veld bijgebracht. Nu nog, als ik m'n veldexperimenten 'inspecteer', denk ik terug aan die uren met hem. Op de een of andere manier hebben Daktari en de fotogids van safaripark Beekse Bergen me op een gegeven moment ingeprent dat het Brabantse veld toch echt ooit eens het Afrikaanse veld moest worden. In die wolven tussen Boxtel en Oisterwijk geloofde ik al lang niet meer, dus die spanning moest nu van elders komen...

Dit kreeg een vervolg tijdens een open dag aan de Landbouwwuniversiteit Wageningen in 1993 waar ik, gedesillusioneerd door de verhalen van Bosbouw en Tropisch Landgebruik, opeens tegen een student aanliep die net terug was van onderzoek aan olifanten in Afrika. Dat was het einde van mijn twijfel en omdat hij biologie studeerde was die keuze dus gemaakt. Ironisch genoeg bestond mijn hele studie vervolgens uit kasstudies en theoretisch modelleerwerk. Toen ik dacht eindelijk het Afrikaanse veld in te kunnen voor een onderwerp aan Zwarte Neushoorn bleek bij aankomst in Pietermaritzburg, Zuid-Afrika, dat ik de neushoorns maar moest simuleren in een stoffig kantoor omdat m'n veldwerk niet te regelen viel. Daar zat ik, eindelijk onder de Afrikaanse zon, in een airconditioned hok! Vreemd genoeg was dit wel de aanleiding voor dit proefschrift. Halverwege mijn tijd in PMB kreeg ik het verzoek uit Nederland om Han Olff gezelschap te houden tijdens zijn zoektocht naar veldsites voor nieuw op te zetten onderzoek. Dit bracht me dan toch eindelijk waar ik wilde zijn, de Afrikaanse wildernis. Deze trip met Han naar Hluhluwe-iMfolozi en Mkuze Game Reserves leidden er later toe dat ik solliciteerde op een promotieproject bij hem, een sollicitatie die uiteindelijk heeft geleid tot dit proefschrift.

Dit proefschrift ligt er niet zomaar en naast mijn eigen bloed en zweet van de afgelopen maanden ben ik vele mensen erg dankbaar voor hun steun gedurende het traject van de afgelopen 4 en half jaar. I start with thanking the people that I am most grateful to because they form the basis of the work presented in this thesis, our SABRE field team. Thanks to Xolani Mthiyane, Nonhlahla Mbatha, Khanyi Mpandza, Sinenhlahla Mhlongo, Johan Ngobese, Sipho Khumalo, Emmanuel Buthelezi, Thobile Shelembe and Russell Xaba I was able to collect the enormous amount of data presented in the following chapters, and more... Next to being invaluable in the field, you all made my stay in South Africa an unforgettable journey. Ngiyabonga kakhulu! Salani kahle!! Xolani boet, may you be resting in peace, your enthusiasm and joy of life will keep on encouraging many.

Verschillende studenten hebben met een afstudeeronderwerp in Hluhluwe-iMfolozi bijgedragen aan dit proefschrift. Mijn dank gaat met name uit naar Eelke Folmer, Hilco Jansma en Margreet Drijfhout. Jullie hebben allemaal een belangrijke bijdrage geleverd wat ook blijkt uit het feit dat veel van dit opgenomen is in dit proefschrift. Bedankt vooral ook voor de goeie tijd in het veld.

Dank gaat uiteraard ook uit naar mijn beide promotores, Prof. Dr. Han Olff en Prof. Dr. Herbert H.T. Prins. Han, voor mijn gevoel is dit ooit begonnen toen we achter een neushoorn vast zaten in Mkuze Game Reserve. Het bewijs hiervan staat nog steeds ergens op video. De vrijheid en het vertrouwen die je me gegeven hebt de afgelopen jaren hebben me een zelfstandig onderzoeker gemaakt en bovendien geleerd hoe ik een veldproject moet organiseren en leiding geven in de tropen. Bedankt ook voor je bijdrage aan mijn stukken. Herbert bedankt voor het snelle doorlezen van het manuscript en voor het steunen van mijn overgang van Wageningen Universiteit naar Rijksuniversiteit Groningen. Bovendien bedankt voor het faciliteren van de aanvraag waaruit dit proefschrift is voortgekomen, ook dank aan anderen die aan deze aanvraag hebben bijgedragen.

Veel dank ook aan de groepen waar ik de afgelopen jaren met veel plezier heb gewerkt. In de eerste plaats de Resource Ecology groep van Wageningen Universiteit, waar ik gedurende het eerste half jaar van dit project gezeten heb. Ik heb altijd met heel veel plezier bij jullie gewerkt, ook al tijdens de eindfase van mijn studie biologie. Mijn dank aan allen die daaraan bijgedragen hebben! Op de tweede plaats (zuiver in chronologische volgorde natuurlijk...) de Community and Conservation Ecology groep van Rijksuniversiteit Groningen, omdat jullie 'n Brabander zo snel thuis hebben laten voelen in het hoge noorden na mijn vertrek van Wageningen naar Groningen. Speciale dank aan de gangnaatjes die de laatste paar maanden de lol er in gehouden hebben met een welkome vrijdagmiddag thee, of vooral borrel... Ben blij dat de vrijdagmiddag borrel eindelijk van de grond is gekomen! A special thank you has to go to my partners in science on the ground in the study site, Nicole, Mariska, Verinne and Cleo for making SABRE a motivating field team to work with.

NWO-WOTRO wordt hartelijk bedankt voor het financieren van dit project. People from the soil fertility lab in Cedara were very helpful and quick with analyzing all the soil and vegetation samples.

My sincerest thanks have to go to the managing authority of the study area Hluhluwe-iMfolozi Park, Ezemvelo KZN Wildlife, for approving my research proposal and allowing me to manipulate pieces of savanna by mowing, digging sand pits, fertilizing etc. Specifically I want to thank from the research section: Dave Balfour and Sue Janse van Rensburg for making the research centre such a pleasure to work, Owen and Ruth Howison for a great friendship, providing a South African home and lots of help in the field, Abednigo Mkwana for nicknames, joking around and a wealth of knowledge, Bheki and Solani for making the office a workable place. From the management: the (ex)-conservators in HiP Yoliswa Ndlovu, Sihle Nxumalo, Pete Hartley and Craig Reid for allowing and

facilitating the research and the section rangers Dave Robertson, Jabulane Ngobane, Emile Smidt, San Mary Ras and Paul Havelman for being so cooperative and open to crazy research interventions in the field and providing extra logistics if necessary.

Dungbeetle, the research centre, is a place that does not let itself easily be explained. It received its name from an Australian research team that studied dung beetles and funded some accommodation that eventually led to the beautiful research station it is now. Besides all the fantastic facilities, it is the people who make it such a special (though sometimes weird) place. From naked dinners to quiet tea breaks on the 'stoep', all in all one can't wish for a better place to do your field work. Some people I have to specifically mention. First of all, Tamalina, you are the secret (though not quiet) driver of Dungbeetle! Thanks for being a second mom to all of us... And of course the dungbeetle gang thanks for being a second family, specifically Jan, Matt, Luca, Bernie, Wendy, Nicole, Cleo, Nikki, Liz, Krissie, Thadaigh, Michaela, Glenn, Helena, Anna, Alice, Max, Cathy... Finally, I want to mention our mammalian brothers and sisters that lived with us in the camp. The usual zebra and nyala, a grumpy old warthog male that was shot because it chased some school children (in memoriam), our 3 elephant boys that frequented the pond behind the wooden garden hut we lived in (for some reason they pushed over all the trees in the camp without hitting our hut, though I didn't believe this the first night I heard an elephant stomach rumbling on the other side of a 1 cm wooden wall), and the ghost leopard we regularly heard but saw only once.

En dan blijven daar de mensen die ik telkens achter moest laten als ik weer eens naar het zuiden vloog. Mensen die elke keer weer daar waren bij terugkomst, vrienden en familie. Bedankt, voor zoveel meer dan een week wandelen in de vrieskou, nachten lang doortrekken met discovery en rembo & rembo, het in de voetsporen treden van Rooks en Theunisse, fijne kroeggesprekken, 'n gedeeld verleden; Igor, Peter, Ties, Esther, Jorit, Rik, Kees, Robert, Jelle, Steve en Sabine, Wendy, Jan and Cleo, Roos. En m'n familie, thuiskomen blijft de heerlijkste remedie om weken van gevechten met figuren en schrijfblokkades van je af te laten glijden. Dit gevoel, dat ik krijg als ik bij Den Bosch de Maas over ga, daar zijn jullie verantwoordelijk voor; ons pap en mam, Yvonne en Ferry, de cromsigten en bramen. Dat het voorbij Doetinchem in het uiterste oosten van het land ook goed toeven is dank ik aan Johanna, Dick, Dennis en Frank!

Maris, jij hoort eigenlijk in zowat elke voorafgaande paragraaf, dat zegt alles. En zoals een Brabantse troubadour zo mooi zingt, 'de lucht zit nog vol dagen'. Ik ben blij dat ik die met jou mag behappen... Nu weer met vollere teugen dan de afgelopen maanden!

maart 2006, Drakensberge, Republic of South Africa